植 物 分 类 与 资 源 学 报　2015, **37** (3): 271~274
Plant Diversity and Resources　DOI: 10.7677/ynzwyj201514146

两种蕨类植物孢子囊柄的结构观察*

周喜乐, 严岳鸿**
(上海辰山植物园、中国科学院上海辰山植物科学研究中心, 上海　201602)

摘要: 孢子囊柄是蕨类植物孢子囊与叶片的连接结构, 但其形态结构和功能并不完全清楚。本文作者在观察维明鳞毛蕨 (*Dryopteris zhuweimingii*) 和东方荚果蕨 (*Pentarhizidium orientale*) 孢子囊柄的结构时发现: (1) 两者的孢子囊柄都由 3 列细胞组成; (2) 两者孢子囊柄的细胞壁可明显分为内外两层, 内层为次生细胞壁的 S1 层, 呈螺旋状紧密排列, 紧贴外壁但容易分离; 外层为初生细胞壁。这一结构对支持和保护孢子囊具有重要意义。

关键词: 维明鳞毛蕨; 东方荚果蕨; 孢子囊; 孢子囊柄; 细胞壁; 蕨类植物
中图分类号: Q 944　　**文献标志码**: A　　**文章编号**: 2095-0845(2015)03-271-04

Anatomical Study on the Pedicels of Two Ferns

ZHOU Xi-le, YAN Yue-hong**
(*Chenshan Botanical Garden, Shanghai Chenshan Plant Science Research Center, Chinese Academy of Sciences*, Shanghai 201602, China)

Abstract: Pedicel is a stalk connecting sporangia with frond in ferns, and its structure and function are not clear. In this paper, we studied the pedicels of *Dryopteris zhuweimingii* and *Pentarhizidium orientale*. We found that the pedicels consist of three lines of cells, and the cell wall can be separated into two layers. The inner layer is secondary cell wall (S1) that spiral and cling to the outer layer. The outer layer is primary cell wall. And when we broke the pedicel into two sections, the inner layer of the cell wall could be pulled out like a spiral belt. This structure may be important to support and protect the sporangia.

Key words: *Dryopteris zhuweimingii*; *Pentarhizidium orientale*; Sporangium; Pedicel; Cell wall; Ferns

蕨类植物在长达四亿年的演化历史中形成了许多独特的适应机制, 孢子囊就是蕨类植物中一个奇特的结构。典型的孢子囊结构包括孢子囊蒴和孢子囊柄, 孢子囊蒴由环带, 囊壁和唇细胞组成, 包裹着孢子, 其下端连接着孢子囊柄。孢子囊的每一结构都有其特殊的功能和作用。绝大部分的真蕨类植物的环带是由 10~20 个不等的细胞径向壁和内切向壁加厚的细胞组成, 外切向壁较薄, 每个细胞有一个和外界相通的小孔 (Carpita 等, 1979), 当水分蒸发时, 环带细胞内水的张力可达 9 MPa (Noblin 等, 2009), 致使环带细胞的径向壁相互靠拢而蓄积孢子囊弹射的弹性势能 (Renner, 1915; Ursprung, 1915; Tyree 和 Sperry, 1989)。Noblin 等 (2012) 认为蕨类植物孢子囊的环带结构犹如没有横杆的弹射器 (没有横杆的弹射器所发射的弹药会直接打向地面), 为了使环带在弹射的时候在中途突然停住, 需要有一个力来充当横杆的作用, 而这个力即来自环带细胞上的小孔 (Carpita 等, 1979) 和加厚的环带细胞壁 (Haider, 1954) 在孢子囊弹

* 基金项目: 上海市绿化和市容管理局攻关项目 (F112422)
** 通讯作者: Author for correspondence; E-mail: yan.yh@126.com
收稿日期: 2014-11-05, 2015-01-05 接受发表
作者简介: 周喜乐 (1985-) 男, 硕士, 主要从事蕨类植物区系和解剖的研究。

射的过程中所产生的粘滞阻力，环带在中途突然停住后孢子即以约10 m/s的速度被弹射出去。

孢子囊柄对孢子囊起固定作用，也是孢子囊和叶片在结构上唯一相连的地方，其组成细胞呈长圆柱形，是孢子囊水分和养料的运输通道，对孢子囊的生长发育具有重要意义。有关孢子囊柄的发育研究已有很多（Wagner，1952；Wilson，1958；Wilson，1960），目前认为，在薄囊蕨类当中，具有3列细胞的孢子囊柄最为普遍（Foster和Gifford，1973）。但对蕨类植物孢子囊柄更精细的结构特征并没有相关研究。我们在观察维明鳞毛蕨（*Dryopteris zhuweimingii*）和东方荚果蕨（*Pentarhizidium orientale*）孢子囊柄的结构时发现，在孢子囊柄和孢子囊蒴连接部位的断裂面，出现一种特殊的螺旋状排列的带状结构，这一特殊结构在文献资料中还没有相关研究。本文结合实验和文献，对此特殊结构做了初步研究，以期为孢子囊柄的深入研究提供基础资料。

1 材料与方法

1.1 材料

本实验材料为孢子囊群发育成熟的维明鳞毛蕨（鳞毛蕨科（Dryopteridaceae），鳞毛蕨属（*Dryopteris*））和东方荚果蕨（球子蕨科（Onocleaceae），东方荚果蕨属（*Pentarhizidium*））（Wu和Peter，2013）。其中前者采自湖南省张家界市八大公山自然保护区，后者为上海辰山植物园引种栽培。

1.2 方法

将新鲜材料或用固定液（FAA）固定材料的成熟孢子囊取下，并从孢子囊蒴和孢子囊柄的连接处折断，置于载玻片上制成水装片在光学显微镜下直接观察。

将折断后的孢子囊用梯度酒精（50%、75%、85%、90%、95%、100%）脱水，再用梯度乙酸异戊酯（50%、75%、85%、90%、95%、100%）置换酒精，并置于通风橱内风干，以防止孢子囊柄发生强烈皱缩。风干后的样品用环境扫描电子显微镜Quanta250在低真空下观察。

2 结果

光学显微镜和电镜观察发现，维明鳞毛蕨和东方荚果蕨的孢子囊柄都由3列细胞组成，前者的孢子囊柄长度约为370 μm，囊柄的每一列又由3个细胞组成，每个细胞长度约为120 μm，宽度约为25 μm；后者的囊柄长度约为740 μm，囊柄的每列为3~5个细胞，每个细胞长度约为185 μm，宽约为40 μm（图1）。

将囊柄折断后发现，维明鳞毛蕨和东方荚果蕨孢子囊柄的细胞壁可明显分为两层，相互之间容易分离。内层壁紧贴外壁，由带状结构螺旋状紧密排列而成，可从断裂面拉出，拉出后呈松散的弹簧状（图2：A），其中带状结构宽度约为5 μm（图2，图3）。

3 分析与讨论

孢子囊是蕨类植物产生孢子的场所，在绝大多数薄囊蕨中，每个孢子囊内含有64个或较少的孢子（Bower，1935）。孢子发育需要的水分和养料通过孢子囊柄从孢子叶中获取。孢子囊柄除了起运输通道作用外，还对孢子囊起固定作用，也是孢子囊与叶片相连的结构，且绝大多数种类的孢子囊群着生在叶脉上，其囊托里的孢子囊维管束直接和叶脉相连，这与孢子囊发育时巨大的养分需求密切相关。

因此，孢子囊柄对于孢子的发育至关重要，在蕨类系统的演化中扮演者重要角色，然而，对于孢子囊柄的研究却很少。较为深入的研究主要集中在孢子囊柄的发育中，如在薄囊蕨类中，孢子囊柄的发育通过两种方式（Bower，1935）：（1）由内细胞（薄囊蕨类中，发育为孢子囊的单个表皮原始细胞横向分裂，外面的一个为外细胞，里面的一个为内细胞）（Foster和Gifford，1973）进一步分裂，产生出孢子囊柄的大部分细胞；（2）由外细胞在产生孢子囊的同时产生孢子囊柄。而后者是薄囊蕨类中最普遍的（Bower，1935）。

本实验在维明鳞毛蕨和东方荚果蕨的孢子囊柄中观察到了细胞的“双层壁”，这种“双层壁”都是细胞壁结构，外层为初生细胞壁；内层很薄，呈螺旋状紧贴外壁，属于次生细胞壁结构。根据已有的研究结果（Hall，1976），次生细胞壁主要由纤维素组成，可以有三层，紧贴初生细胞壁的是外层（S1），向里依次为中层（S2）和内层（S3）。S1较薄，最厚的是S2，对于某些植物类群，其次生细胞壁只发育有其中的一层或两层。次生细胞壁纤维素也有不同的排列方式，有纤维状，螺旋状和环状。本文观察到的内壁较薄，呈

螺旋状排列，就是次生细胞壁的外层（S1）。植物的次生壁有增强细胞壁机械强度的作用，对于孢子囊柄来说可以增强其支撑作用，又可以保护囊柄细胞，特别是对于那些囊柄较长的类群，其支撑作用显得尤为重要，如维明鳞毛蕨（370 μm）和东方荚果蕨（740 μm）。孢子囊柄的支撑作用加强了，才能保证囊柄对孢子发育养分的供应，对类群的演化发展具有非常重要的意义。

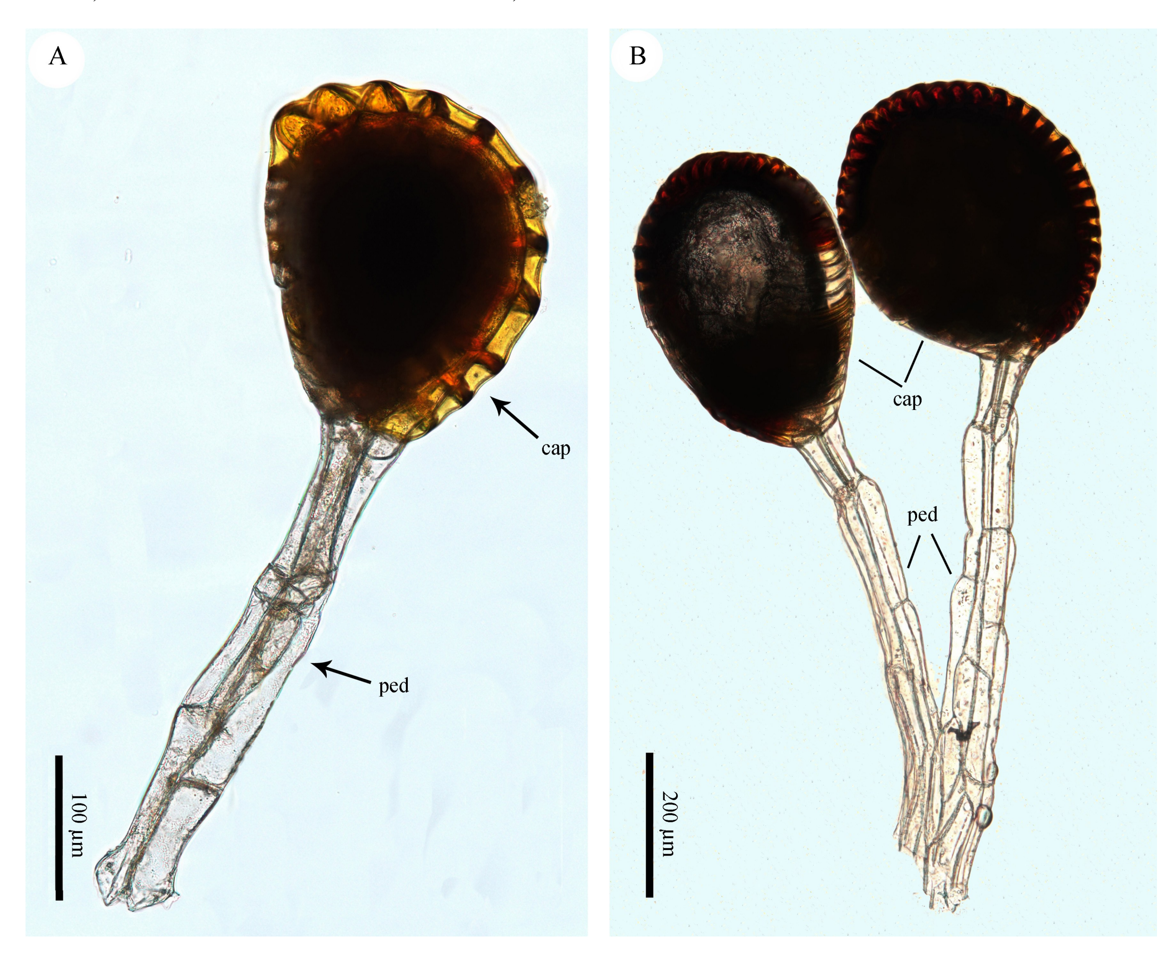


图 1　维明鳞毛蕨孢子囊（A）和东方荚果蕨孢子囊（B）：孢子囊蒴（cap）和孢子囊柄（ped）

Fig. 1　The sporangia of *Dryopteris zhuweimingii*（A）and *Pentarhizidium orientale*（B）：capsule（cap）and pedicel（ped）

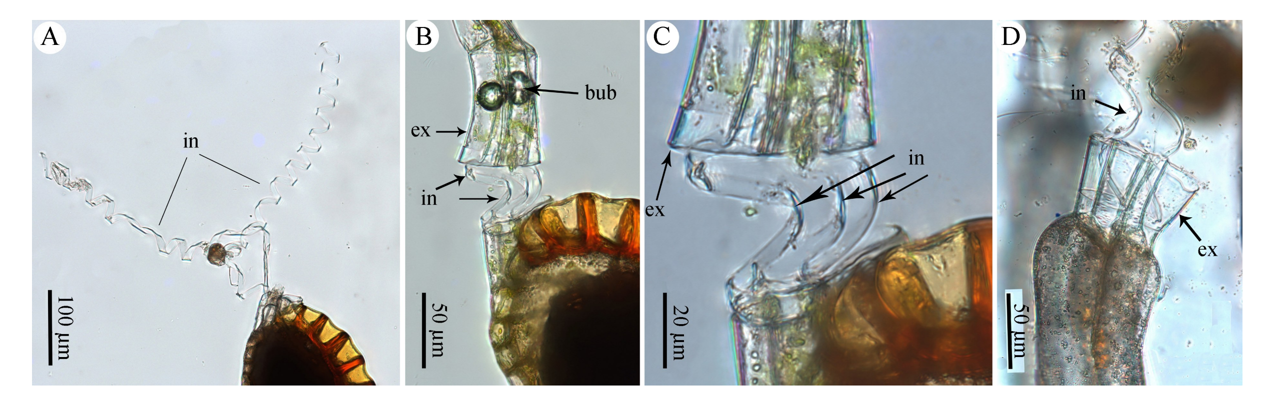


图 2　光学显微镜下维明鳞毛蕨（A，B，C）和东方荚果蕨（D）的孢子囊柄细胞断裂后的内部结构：A 中示囊柄折断后拉出来的螺旋状内壁（in）；B、C、D 示孢子囊柄的外壁（ex）和内壁（in），B 中囊柄中的黑圈为气泡（bub）

Fig. 2　Pedicel internal structure of *Dryopteris zhuweimingii*（A，B，C）and *Pentarhizidium orientale*（D）：A. intine（in）；B，C，D. extine（ex）and intine（in），and two bubbles（bub）in B

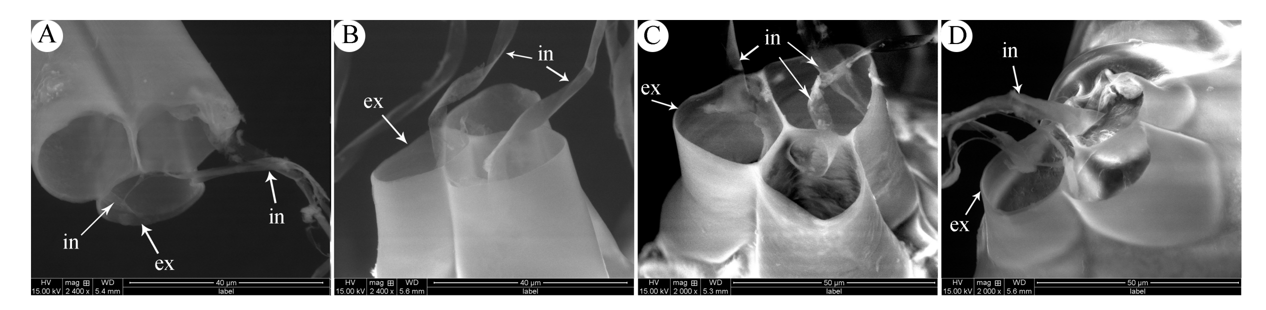


图3 电镜下维明鳞毛蕨孢子囊柄细胞断裂后的内部结构：示外壁（ex）和内壁（in）

Fig. 3 Pedicel internal structure of *Dryopteris zhuweimingii* (SEM): extine (ex) and intine (in)

致谢 感谢中国科学院上海辰山植物科学研究中心金冬梅博士对本文提出的宝贵建议以及对英文摘要的修改。

〔参 考 文 献〕

李正理, 张新英, 李荣敖等译 (Foster AS and Gifford EM, 1973), 1983. 维管植物比较形态学 (*Comparative Morphology of Vascular Plants*) [M]. 北京：科学出版社, 55—63

姚壁君等译 (Hall MA, 1976), 1987. 植物的结构、功能和适应 (*Plant Structure*, *Function and adaptation*) [M]. 北京：科学出版社, 54—55

Bower FO, 1935. *Primitive Land Plants*: *Also Known as the Archegoniatae* [M]. London: Macmillan

Carpita N, Sabularse D, Montezinos D *et al.*, 1979. Determination of the pore size of cell walls of living plant cells [J]. *Science*, **205**: 1144

Haider K, 1954. Zur morphologie und physiologie der sporangien leptosporangiater farne [J]. *Planta*, **44** (4): 370—411

Noblin X, Westbrook J, Rojas N *et al.*, 2009. Biomechanics of fern spores discharge: the sporangium opening, in Proceedings of the 6th Plant Biomechanics Conference [C]. Cayenne, French Guyana

Noblin X, Rojas N, Westbrook J *et al.*, 2012. The fern sporangium: a unique catapult [J]. *Science*, **335**: 1322

Renner O, 1915. Theoretisches und experimentelles zur kohäsionstheorie der Wasserbewegung [J]. *Jahrbücher für Wissenschaftliche Botanik*, **56**: 647

Tyree MT, Sperry JS, 1989. Vulnerability of xylem to cavitation and embolism [J]. *Annual Review of Plant Physiology and Molecular Biology*, **40**: 19—38

Ursprung A, 1915. Über die kohäsion des wassers im farnannulus [J]. *Berichte der Deutschen Botanischen Gesellschaft*, **33** (3): 153—162

Wagner WH, 1952. *The Fern Genus Diellia*: *Its Structure*, *Affinites*, *and Taxonomy* [M]. Berkeley: University of California Press, **26**: 1—212

Wilson KA, 1958. Ontogeny of the sporangium of Phlebodium (Polypodium) aureum [J]. *American Journal of Botany*, 483—491

Wilson KA, 1960. The leptosporangium of the new zealand fern *Anartbropteris dictyopteris* [J]. *Gray Herbarium of Harvard University*, **187**: 53—59

Wu ZY, Peter HR, 2013. *Flora of China*, Lycopodiaceae through Polypodiaceae [M]. Beijing: Science Press, **2-3**: 409, 627